

Über Blütenbewegungen und Tropismen bei *Anemone nemorosa*.

Von

Henrik Lundegårdh.

Mit 10 Textfiguren.

An feuchten, nach Süden schauenden Abhängen oder an Lichtungen im Laubwalde, wo *Anemone nemorosa* in ansehnlichen Mengen vorkommt, wird man gewahr, daß alle Blüten am Mittag gegen die Sonne gewendet sind (vgl. Fig. 1). Die Krone ist dabei weit ge-



Fig. 1. Decke von *Anemone nemorosa* auf feuchtem Boden zwischen Beständen von *Alnus glutinosa*. Bild von Süden aufgenommen, um die Lichtdrehung der Blütenstiele zu veranschaulichen.

öffnet, die Befruchtungsorgane wie an einem abgedeckten Fasse exponierend, und die ganze Blüte wird von dem geraden, ungefähr in der Richtung der Sonnenstrahlen stehenden Stiel getragen. Der Blütenstiel hat seinen Ansatzpunkt an der Stelle, wo die drei den gewöhnlichen Laubblättern ähnelnden Hochblätter befestigt sind; diese werden wiederum von einem längeren und dickeren Stiel getragen, den ich im folgenden der Einfachheit halber „Stengel“ nenne. Dieser dem Rhizom entspringende Stengel steht nicht derart in der Richtung der Sonnenstrahlen wie der Blütenstiel, doch ist er mehr oder weniger geneigt und zwar nach dem stärksten diffusen Lichte. Eine weitere Verschiedenheit zwischen dem eigentlichen Blütenstiel und dem Stengel tritt am Abend oder bei trübem,

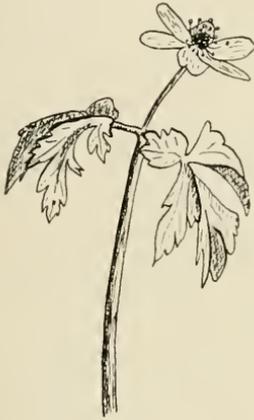


Fig. 2.



Fig. 3.

Anemone nemorosa in Tagstellung und Nachtstellung. Nach Photographie.

regnerischem Wetter hervor, indem sich dann der Blütenstiel unter die sich verschließende Blumenkrone umbiegt, während der Stengel in der früheren Lage verharrt (siehe Fig. 2 und 3).

Direkte Beobachtungen in der Natur — daß die Blüte am Tage geöffnet und aufrecht, in der Nacht und bei Regenwetter geschlossen und heruntergebogen ist — scheinen zu zeigen, daß *Anemone nemorosa* zu den tagesblühenden Pflanzen gehört, deren Bewegungen von Lichtverhältnissen reguliert werden. Eingehendere Untersuchungen zeigen jedoch, daß die Schlafbewegungen thermotastisch sind. Außerdem weist der Blütenstiel starke phototropische Reizbewegungen auf. Ehe wir auf die Schilderung der nastischen Bewegungen eingehen, seien einige Bemerkungen über den Zuwachs

und die tropistische Reizbarkeit des Stengels und des Blütenstiels vorangeschickt.

Blütenstiel und Stengel besitzen beide ziemlich ausgedehnte, apikal belegene Wachstumszonen, doch findet das stärkste Wachstum an der Spitze statt, also beim Stengel dicht unter dem Ansatzpunkt der Hochblätter, beim Stiel dicht unter der Blütenkrone. Um die Verteilung des Zuwachses zu ermitteln, wurden in gewohnter Weise Tuschemarken in einer Entfernung von 2 oder 5 mm voneinander angebracht.

Versuch 1.

Zuwachs eines Blütenstiels in 6 Tagen.

Jede Zone ursprünglich = 2 mm. Numerierung von unten nach oben.

Zone	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Länge in mm	2	2	2	2	2,5	>2,5	3	3,2	3,2	4,6	4,3	5,5	6,5

Versuch 2.

Wachstumsverteilung im oberen Teile eines Stengels.

Jede Zone ursprünglich = 5 mm. Versuchsdauer: 9 Tage (Mitte April).

Zone	1	2	3	4	5	6
Länge in mm	5,8	5,4	6,5	< 8	< 9	9

Obwohl in Erde eingepflanzte Stöcke von *A. nemorosa* sich wochenlang in völliger Dunkelheit erhalten, ohne daß die Blätter oder Blüten welken (obwohl die ersteren natürlich stärkefrei werden), wird doch das Wachstum bei völligem Abschluß des Lichtes bedeutend gehemmt. Während ein hell beleuchtetes, eben den Knospenzustand verlassendes Exemplar in zwei Tagen eine Verlängerung des Blütenstiels und des Stengels um 60 % bzw. 7,5 % aufwies, waren an einem gleichen, in Dunkelheit wachsenden Exemplare in neun Tagen nur Verlängerungen von 6 % für den Blütenstiel und 5 % für den Stengel zu verzeichnen — also eine sehr beträchtliche Hemmung¹⁾.

1) Wird ein derart im Wachstum gehemmter Blütenstiel später beleuchtet (z. B. nur mit Petroleumlicht), so wird das Wachstum wieder aufgenommen, erreicht jedoch bei

Ob auch bei schwacher Beleuchtung eine Hemmung des Wachstums stattfindet, wurde nicht besonders untersucht, erscheint doch wahrscheinlich aus dem Umstand, daß die Pflanze an schattigen Standorten (z. B. an kleinen, offenen Plätzen in einem Fichtenbestand) kümmerlich gedeiht und weder die Blätter an Größe und Form noch die Blüten an Größe und Petalenzahl mit den in der Sonne wachsenden Exemplaren verglichen werden können. *A. nemorosa* ist, wie die Frühlingspflanzen im allgemeinen, ein typisches, die Sonne liebendes Gewächs; da sie aber zugleich großer Boden- und Luftfeuchtigkeit bedürftig ist, verbreitet sie sich am meisten in tief belegenen Partien der Laubwälder, die vor der Beblätterung der Bodenvegetation wenig Licht entziehen. Eine Entwicklungshemmung wurde nur bei gleichzeitiger Sonnenbeleuchtung und Bodentrockenheit beobachtet, weshalb man die Vermutung aufstellen könnte, daß die Strahlen des Spektrums für eine dergleichen Frühlingspflanze nur schädlich sind, wenn sie zu starke Erwärmung herbeiführen, was offenbar im Freien zu dieser Zeit selten vorkommt. Die Anregung des Wachstums durchs Licht, die Themonastie und der starke positive Phototropismus des Blütenstiels sind sämtlich als Anpassungen an die natürlichen Bedingungen des Frühlingslebens anzusehen. —

Die Blütenknospe ist meistens — doch nicht immer — gegen den Boden geneigt. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine von den bekannten Anpassungen, welche scheidelständige Organe am Keimling gegen den schädigenden Einfluß der zu durchbrechenden Erdschicht schützen. Die Krümmung dauert allerdings recht lange fort und wird in der Regel erst kurz vor dem Blühen ausgeglichen. Dieser Krümmungsausgleich — also die Geradestreckung des Stiels — erfolgt autonom durch Autotropismus. Er findet nämlich nicht nur im Dunkeln und bei allseitiger Beleuchtung an vertikaler Klinostatenachse mit $\frac{1}{2}$ Stunde Umdrehungsgeschwindigkeit statt, sondern vollzieht sich auch ohne Geotropismus, d. h. an horizontaler Klinostatenachse, mit etwa 35 Minuten Umdrehungsgeschwindigkeit. Der junge, gebogene, etwa 10 mm lange Blütenstiel ist überhaupt nicht geotropisch oder heliotropisch empfindlich, das wird er erst nach der Geradestreckung, wenn zugleich das

weitem nicht normale Geschwindigkeit. Die Hemmung in der Dunkelheit ist also keine einfache Verzögerung des Entwicklungsganges, sondern greift tief in die Wachstumsprozesse überhaupt ein.

schnelle Längenwachstum einsetzt. Die tropistische Empfindlichkeit dauert dann während des ganzen Blühens, das bis auf 2 Wochen dauern kann und wobei der Stiel häufig 60—80 mm Länge erreicht, fort.

Der Blütenstiel ist überhaupt wenig geotropisch empfindlich. Abends wurde eine Pflanze in horizontaler Lage am Ansatzpunkt des Blütenstiels fixiert. Die überneigende Blüte hatte sich im Laufe der Nacht nicht aufgerichtet, erst am Vormittag war eine Krümmung zu beobachten und zwar eine heliotropische, indem die Blüte ans Licht gedreht wurde.

Der Stengel hingegen besitzt einen für derartige oberirdische Tragorgane normalen negativen Geotropismus, dessen Stärke jedoch, wie bei allen auf Wachstum beruhenden Krümmungsvorgängen, von der Intensität des Wachstums, folglich indirekt von Beleuchtung

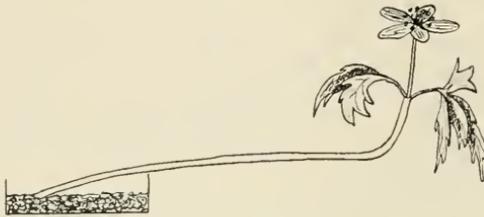


Fig. 4. Geotropische Aufkrümmung einer Pflanze im Dunkeln.

und Temperatur abhängt. In Dunkelheit erfolgt daher das Aufrichten eines horizontal gelegten Stengels sehr langsam. In dem in Fig. 4 dargestellten Fall, wo eine am Abend frisch aus dem Walde geholt Pflanze in die Dunkelkammer gebracht wurde, hatte sie sich im Laufe von 2 Tagen aus der horizontalen in eine schräge Lage von 62° aufgekrümmt. Erst nach weiteren 2 Tagen betrug die Krümmung 86° . Die Bewegung wurde dabei ausschließlich von dem Stengel ausgeführt und zwar von dem oberen, noch wachsenden Teil, an dessen am langsamsten wachsender Zone die Krümmung am Ende fixiert wird (vgl. Fig. 4). Wie gehemmt der Vorgang hier war, kann man daraus entnehmen, daß der Blütenstiel sich in den ersten 2 Tagen nur von 29 bis 32 mm verlängert hatte (vgl. hierzu die oben relatierten Versuche 1 und 2) und in den darauffolgenden 2 Tagen im Wachstum völlig stillstand.

In bezug auf das Licht verhalten sich Stiel und Stengel umgekehrt als hinsichtlich der Schwere, indem der Stengel viel schwächer phototropisch reagiert als der Blütenstiel.

Auf den Blütenstiel der in Fig. 4 abgebildeten Pflanze wurde ein Bündel Licht von einer Petroleumlampe (Stärke etwa 30 NK.) senkrecht geworfen, alle übrigen Teile der Pflanze im Dunkeln gehalten. In 2½ Stunden wurde eine Abweichung von 10° in der Richtung gegen die Lichtquelle erzielt. Noch kräftiger wirkte natürlich diffuses Tageslicht ein, indem dabei in 3 Stunden eine Abweichung von 25° stattfand. Während dieses etwa 5 Stunden dauernden Versuchs war der Blütenstiel um etwa 6% gewachsen, also etwa ebensoviel wie während 2tägiger Verdunkelung. — In anderen Versuchen mit vorher in Dunkelheit gehaltenen Pflanzen wurden ähnliche Ergebnisse erzielt, doch scheint die phototropische Empfindlichkeit um so geringer zu sein, je länger die Verdunkelung gedauert hatte.

Die phototropische Krümmung wird natürlich von dem oberen Teil des Stiels zuerst ausgeführt, um sich über die Basis allmählich (bei längerer Belichtung) zu verbreitern. Versuche über die Verteilung der Sensibilität habe ich nicht angestellt, nur soviel wurde ermittelt, daß die Blütenteile keinen Lichtreiz zu empfangen fähig sind. Auch besitzen weder die Kronenblätter noch die Staubblätter sichtbare phototropische Empfindlichkeit (Krümmungsfähigkeit).

Die größte phototropische Reaktionsgeschwindigkeit des Blütenstiels wurde unter dem Einfluß direkten Sonnenlichts beobachtet. Aus folgendem Versuch ersieht man zugleich die bedeutend geringere Empfindlichkeit des Stengels.

Versuch 3.

Krone weit geöffnet. Einfallwinkel der Sonnenstrahlen = 60°.
Temperatur: 19° C.

Zeit	Ablenkung	
	Blütenstiel	Stengel
0 Minute	0°	0°
10 Minuten	9°	0°
24 "	18°	< 2°
33 "	32°	2°
45 "	40°	4°
65 "	50°	8°

Bei hinreichend langer Versuchsdauer krümmt sich schließlich auch der Stengel in die Richtung der Lichtstrahlen (Fig. 5). Im Freien an offenen Plätzen im Walde und namentlich am Waldesrand sind die Stengel und Blattstiele mehr oder weniger gegen Süden verneigt, ihrem nicht allzu starken Phototropismus entsprechend.

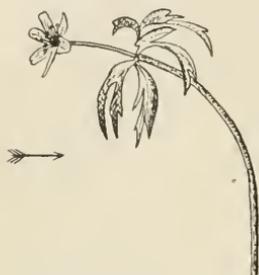


Fig. 5. Heliotropische Krümmung einer Pflanze bei horizontaler Tagesbeleuchtung.

Durch verschiedene Versuche wurde festgestellt, daß der Blütenstiel in bezug auf den Phototropismus radiär ist. Abends richten sich die umgebogenen Blütenstiele eines Bestandes meistens nach einer Seite, was indessen auf der Lichtrichtung am Tage beruht. Die Biegungsebene bei der nastischen Bewegung läßt sich durch vorherige Belichtung beliebig verändern. In Fig. 6 würde sich die Blüte links abends nach der linken Seite verneigen. Nachmittags wurde

sie aber mittels von der rechten Seite einströmenden Lichtes beleuchtet, was eine (recht langsame, da erst direktes Sonnenlicht schnelle Bewegungen zur Folge hat) phototropische Krümmung veranlaßte, so daß am Abend des folgenden Tages sich die nastische

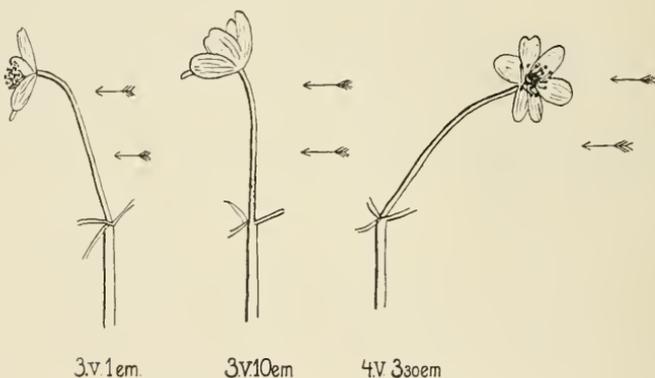


Fig. 6. Darstellung des phototropischen Krümmungsprozesses eines Blütenstiels. Zugleich die Veränderung der nyktinastischen Krümmungsebene demonstrierend.

Verbiegung nach rechts vollzog (vgl. die Fig. 6). Auch ein in umgekehrter Lage herabhängender Blütenstiel wird z. B. bei horizontaler Beleuchtung hinaufgerichtet (siehe Fig. 7). — Durch andere Versuche wurde festgestellt, daß der Blütenstiel kein bemerkbares

thermotropisches Vermögen besitzt. Die Blüte dreht sich nicht gegen eine Wärmequelle, sie mag viel oder wenig Wärme ausstrahlen; an der tropistischen Krümmung bei direkter Sonnen-

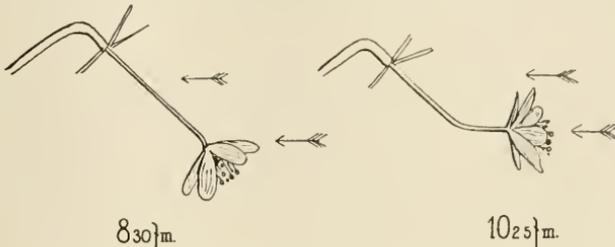


Fig. 7. Phototropische Aufkrümmung eines Blütenstiels.

beleuchtung sind folglich nicht (wie man vielleicht glauben könnte) die dunklen Wärmestrahlen mitbeteiligt.

Was nun die nastischen Bewegungen der Blüte und des Stiels anbetrifft, so werden sie weder von der Schwere noch von der Lichtrichtung beeinflußt.

Daß die Schwerkraft ohne Belang ist, wurde durch Versuche an horizontaler Klinostatenachse bewiesen. In Fig. 8 ist das Ergebnis eines derartigen Versuches abgebildet worden. Eine knospende, im Schatten aufgewachsene Pflanze wurde in einem Topf an der Klinostatenachse befestigt, deren Umdrehungszeit etwa 35 Minuten betrug (Fig. 8 a). Der Versuch begann am 28. April um 3 Uhr. Nach 24 Stunden war die (autonome) Krümmung des Stiels autotropisch ausgeglichen und die Blüte hatte sich geöffnet; also normale Tagstellung (Fig. 8 b). Abends um 10 Uhr hatte sich der Stiel wieder gekrümmt und die Blüte war halb verschlossen (Fig. 8 c). Folgenden Tag um 1 Uhr Nachm. war der Stiel wieder gerade und die Blüte geöffnet (Fig. 8 d). Der Apparat war in einem recht dunklen, in der Nacht nicht geheizten Zimmer aufgestellt.

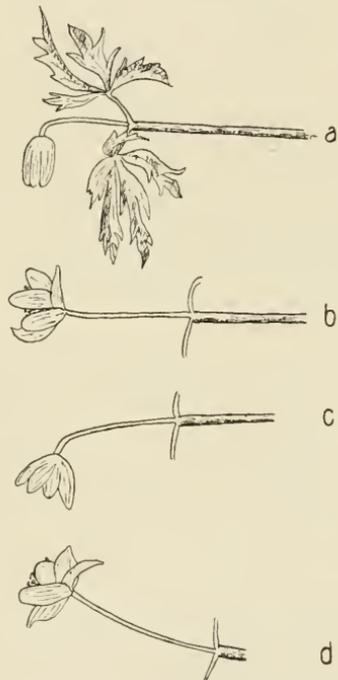


Fig. 8. Nyctinastische Bewegungen der Kelchblätter und des Stiels auf der horizontalen Klinostatenachse.

Erklärung im Text.

Um den Einfluß allseitiger Beleuchtung auf die Schlafbewegungen zu ermitteln, wurden Pflanzen an einem SO.-Fenster auf einer horizontalen Klinostatennachse (mit einer Umdrehung in 30 Minuten) befestigt. Auch hier traten die nastischen Bewegungen in normaler Weise ein.

Daß die Bewegungen der Kronenblätter und des Blütenstiels wenigstens zum großen Teil durch die Temperatur bedingt sind, erhellt daraus, daß eine draußen bei kühlem (7°C) und trübem Wetter schlafende Pflanze, ins geheizte Zimmer ($15\text{--}17^{\circ}\text{C}$) unter einen undurchsichtigen Rezipient gebracht, sich aufzurichten und zu öffnen begann, so daß sie nach ein paar Stunden ein Aussehen wie in Fig. 9 b hatte. Daß sich die Blüten im hellen Sonnenschein aufrichten und öffnen, dagegen abends oder bei trübem Wetter sich verschließen

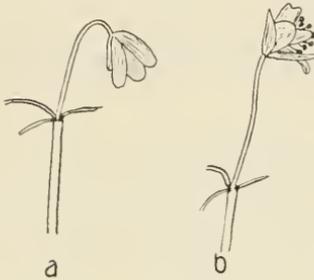


Fig. 9.

Thermonastisches Aufkrümmen des Stiels und Öffnen der Blüte im Dunkeln beim Erhöhen der Temperatur von 7° auf 17°C .

und verbeugen, ist folglich nicht den wechselnden Beleuchtungsverhältnissen, sondern den mit dem Wechsel von Tag und Nacht verbundenen Temperaturschwankungen zuzuschreiben. Allerdings dürfte es schwierig sein, bei den hohen Lichtintensitäten, denen die Pflanze überhaupt angepaßt ist, zu untersuchen, wie sie sich beim Wechsel von allein den hellen Partien des Sonnenlichts verhält. Die Möglichkeit, daß *A. nemorosa* in der Natur zugleich photo- und thermonastisch reagiert, kann also nicht ausgeschlossen werden¹⁾.

Die nastischen Bewegungen am Abend weisen ihre größte Amplitude auf, wenn die Pflanze am Tage stark von der Sonne beleuchtet wurde. Sie erscheint dann am Abend wie ganz „erschöpft“, weil die sich verschließende Blüte sehr tief verbeugt. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daß die Nastie Wach-

1) Diese mögliche Photonastie kann allerdings nicht sehr hervortretend sein. Das beweisen, außer den oben genannten, andere Experimente, in denen die Blüte allein verdunkelt wurde, während Stiel und Blätter in heller Beleuchtung standen. Diese verdunkelte Blüte führte genau dieselben Bewegungen aus wie eine demselben Rhizom entspringende ganz belichtete Pflanze. — Was den Stiel anbetrifft, so wirkt hier offenbar in der Natur zur Erreichung der Tagstellung Nyktinastie und Phototropismus zusammen — experimentell kann der letztere ausgeschaltet werden, ohne daß die Geradestreckung ausbleibt (vgl. oben).

tum voraussetzt und dieses ist bei heller Beleuchtung am intensivsten. Betreffs der Bewegungen der Kronenblätter bedarf wohl die Frage kaum der Untersuchung; in allen ähnlichen Fällen, wie z. B. bei der Tulpe, *Nymphaea* u. a., vollzieht sich das Öffnen und Schließen der Blüte auf Grund von verschiedenartigem, durch Licht- oder Temperaturwechsel veranlaßtem Wachstum der Ober- und Unterseite der Kronenblätter. Fälle von nastischen Bewegungen des Blütenstiels dürften dagegen viel seltener vorkommen, weshalb eine nähere Untersuchung der Bewegungsmechanik hier erwünschenswert wäre.

Die Bewegungen des Blütenstiels könnten in folgender Weise zustande kommen: 1. Durch Veränderung der relativen Wachstumsgeschwindigkeit der Ober- oder Unterseite (Beschleunigung oder Hemmung); 2. durch einseitige Veränderungen des Turgordrucks; 3. durch allseitige Turgorsenkung oder -erhöhung. — Welche von den drei Möglichkeiten in Wirklichkeit zutrifft, habe ich leider noch nicht ganz sicher nachweisen können, weil die Bewegungen teils sehr langsam vor sich gehen, teils großen Schwankungen unterliegen. Indirekt läßt sich doch mit gewisser Wahrscheinlichkeit auf die eine oder die andere Bewegungsart schließen.

Außer den erwähnten drei Möglichkeiten ließe sich wohl eine vierte denken, daß nämlich die Stielbewegungen durch zusammenwirkenden Autotropismus und Phototropismus zustande kämen, in der Art nämlich, daß der Stiel ein autonomes Krümmungsbestreben besäße, welches in hellem Licht von seinem oben nachgewiesenen starken positiven Phototropismus überwunden würde. Diese Möglichkeit wird jedoch durch das oben relatierte Klinostatenexperiment (vgl. Fig. 8) ausgeschlossen. Außerdem ist der Stiel anatomisch radiär gebaut, ferner kann, wie vorher nachgewiesen (vgl. Fig. 6), die Krümmungsebene völlig beliebig verändert werden, was der Annahme einer physiologischen Dorsiventralität widersprechen würde.

Zwischen den oben genannten drei Möglichkeiten kann eine gewisse Entscheidung getroffen werden durch Untersuchung der Biegefestigkeit des Blattstiels in aufrechter und in „schlafender“ Stellung. Zwecks einer Prüfung der Biegefestigkeit wurde eine möglichst einfache Methode gewählt, indem der Unterschied in dem Neigungswinkel des oberen Teils des Blütenstiels bei zwei gegeneinander senkrechten Lagen der Versuchspflanze bestimmt wurde. Bei hoher Biegefestigkeit des Stiels wird offenbar dieser Unterschied klein, bei geringerer Biegefestigkeit offenbar groß ausfallen.

In Fig. 10 ist ein Versuch mit zwei Pflanzen schematisch wiedergegeben. Aus der Figur erhellt, daß der Winkelunterschied nachmittags größer ist als am Abend, folglich ist die Biegungsfestigkeit des Stiels kleiner in Tagstellung als in Schlafstellung der Blüte.

Diese Tatsache beweist, daß die nyktinastischen Bewegungen

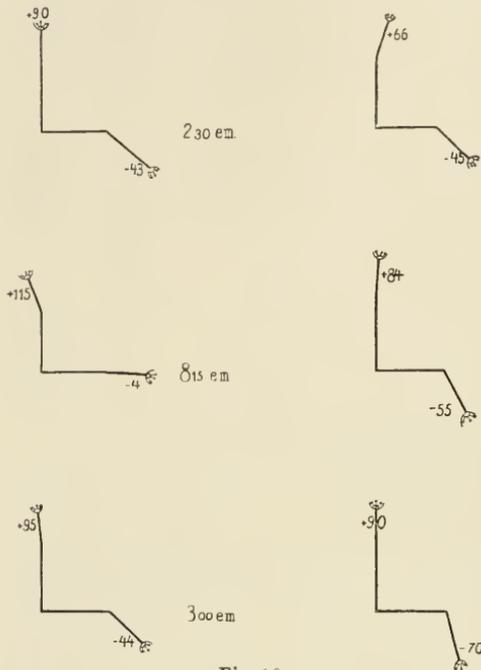


Fig. 10.

Schematische Darstellung von zwei Versuchen über die Variation der Biegungsfestigkeit des Blütenstiels. Die Ziffern geben die jeweilige Lage des oberen Stielteiles bei vertikaler bzw. horizontaler Stellung des unteren Stielteiles an. Die Krümmung ist in der Natur mehr oder weniger parabolisch, betrifft aber nur den mittleren Stielteil.

nicht durch allseitige Turgorschwankungen verursacht sein können; denn in diesem Falle müßte natürlich die Biegungsfestigkeit des Stiels abends kleiner als am Tage sein. Dagegen kann durch unseren Versuch zwischen der ersten und der zweiten Möglichkeit nicht ganz entschieden werden, weil ja eine Krümmung des Stiels nach unten nicht nur durch Turgorsenkung an der Unterseite, sondern auch durch Turgorerhöhung an der Oberseite bewirkt würde. Für das Zutreffen der ersten Möglichkeit spricht doch der Umstand, daß der Stiel in ganz derselben Weise wie die Blüte bei andauernder Dunkelheit, also bei eingestelltem Wachstum, starr wird. Dabei steht er ganz aufrecht, folglich in Tagstellung.

Dieselbe Art von Starre, verbunden mit gehemmtem Wachstum, tritt auch an Stielen ein, denen die Blüte abgeschnitten wurde. Der Stiel verhartete dabei in der schon eingenommenen Lage, wurde die Blüte z. B. spät am Abend entfernt, so verblieb der Stiel auch am Mittag des nächsten Tages in Nachtstellung. Auch beim Entfernen bestimmter Teile der Blüte, z. B. das eine oder das andere Geschlecht

oder beide zugleich, werden die Bewegungen des Stiels in vielen Fällen eingestellt. Dabei scheinen die Korrelationen zwischen dem Stielwachstum und der Blüte nicht ausgesprochen an bestimmte Organe gebunden zu sein, sondern der Hemmungsreiz dürfte vorwiegend traumatischer Art sein oder die Bedeutung der einzelnen Blütenteile in verschiedenen Alterszuständen ist verschieden. Beim Wegschneiden der Geschlechtsorgane und Schonen der Kronenblätter wurden die Schlafbewegungen des Stiels völlig eingestellt und die der Krone bedeutend gehemmt. Eine Hemmung der Stielbewegungen trat beim Wegschneiden der Krone und des einen Geschlechts ein. Dagegen fanden normale Schlafbewegungen statt beim Entfernen des einen Geschlechts unter Schonung der Krone und des anderen Geschlechts¹⁾, ferner beim Wegschneiden der Krone allein, also unter Schonung des ganzen Geschlechtsapparats. Im letzten Falle wurde in 2 Tagen eine Verlängerung des Stiels von 18 % beobachtet. Beim Wegschneiden der Krone und des einen Geschlechts war das Wachstum auf die Hälfte reduziert, beim Wegschneiden des ganzen Geschlechtsapparats fand fast kein Wachstum mehr statt.

Die erwähnten Beobachtungen zeigen, daß die Schlafbewegungen des Stiels bei operativen Eingriffen in der Blüte, welche so stark sind, daß das Wachstum des Stiels korrelativ gehemmt wird, eingestellt werden. Versuche mit Verwundung und Verdunkelung bestätigen also den Satz, daß die Bewegungen des Stiels von der Wachstumsintensität abhängen; bei zu niedriger Intensität des Wachstums werden sie eingestellt. Dasselbe gilt, wie früher erwähnt, für die geotropischen (und soviel bekannt ist, auch für die phototropischen) Erscheinungen — sie werden wenigstens außerordentlich verzögert. Nach alledem erscheint mir die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Schlafbewegungen des Stiels Wachstumsbewegungen, nicht Turgorbewegungen, sind, daß also Blüte und Stiel in ähnlicher Weise reagieren. — Bemerkenswert sind die ausgeprägten Korrelationen zwischen Stiel und Blüte. Eine derartige Korrelation zwischen dem Stiel und den Hochblättern besteht nicht. Denn eine Pflanze, an denen diese weggeschnitten wurden, reagiert fortwährend ebenso stark thermonastisch wie zuvor.

Nachdem es sich als wahrscheinlich herausgestellt hat, daß die Nyktinastie des Blütenstiels durch Wachstumsdifferenzen an der

1) Auch heliotropische Krümmungen wurden in diesen Fällen beobachtet.

Ober- und Unterseite zustande kommt, taucht die Frage auf, wie die physiologische Dorsiventralität hier überhaupt entstehe. Versuche mit Pflanzen, welche seit der Zeit der Knospung an horizontaler oder lotrechter Klinostatenachse gedreht wurden (vgl. oben), haben ergeben, daß die Schlafbewegungen bei allseitiger Beleuchtung und Schwerkraftwirkung vor sich gehen. Eine Induktion seitens des Lichts oder der Schwerkraft kommt also hier nicht vor. In dem an sich radiären Gelenk des *Phaseolus*-Blattes scheint die Schwerkraft eine zwar leicht umkehrbare (veränderliche) physiologische Dorsiventralität hervorzurufen¹⁾. In dem Blütenstiel von *Anemone* braucht dagegen gar keine von außen kommende Induktion vorzuliegen. Die Dorsiventralität — also die verschiedene Reaktion der morphologischen Ober- und Unterseite des Stiels — scheint aus inneren Gründen zu entstehen. Unentschieden mag doch die Frage gelassen werden, ob Temperatursenkung nur eine Verringerung bezw. Aufhebung, Temperaturerhöhung eine Verstärkung des Autotropismus hervorrufe, so daß die Blüte am Abend an diejenige Seite überneigt, nach welcher der Stiel am Tage infolge des Heliotropismus gekrümmt war; oder ob die Dorsiventralität von komplizierterer Art sei, so daß aus inneren korrelativen Gründen immer ein, obwohl veränderlicher, physiologischer Gegensatz zwischen morphologischer Unter- und Oberseite bestehe. An frei exponierten Stellen, wo also alle Blütenstiele am Mittag etwa dieselbe schräge Stellung aufweisen, pflegen auch die meisten verschlossenen Blüten am Abend eben an derselben Seite überzuneigen, an schattigen Standorten, wo also die Blütenstiele am Mittag mehr oder weniger lotrecht stehen, ist die Richtung der Schlafbewegungen auch viel regelloser — aber diese Beobachtungen bringen offenbar keine Entscheidung zwischen den genannten Möglichkeiten zustande. —

Versuche mit verdunkelten Pflanzen haben gelehrt, daß die Schlafbewegungen bei *A. nemorosa* nicht wie bei vielen anderen Pflanzen irgendwelche autonome Periodizität besitzen. Auch wenn man das Vorkommen gewisser „Nachschwingungen“ an vorher beleuchteten Exemplaren nicht ganz in Abrede stellen kann, so klingen sie jedenfalls bald aus und an von der Knospzeit dauernd verdunkelten Pflanzen wurden gar keine Schwingungen beobachtet, die Blüte verblieb nach dem (autonom erfolgten) Eröffnen fortwährend

1) Siehe W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. 2, S. 508.

in Tagstellung und der Stiel war gerade gestreckt, wobei das Ausbleiben der Schlafbewegungen (da die Temperatur nicht ganz konstant gehalten wurde) auch eine Folge des geringen Wachstums sein könnte. Überhaupt reagiert *A. nemorosa* nicht schnell auf Temperaturwechsel, Bewegungen mit großer Amplitude werden nur nach starker Erwärmung (Beleuchtung) am Tage vollzogen oder wenn die Lufttemperatur relativ niedrig wird, z. B. bei Regenwetter. Die untere Temperaturgrenze wird nach starker Sonnenbeleuchtung am Tage nach oben verschoben, die Blüten beginnen also schon bei einem Temperaturgrad zu nicken, an welchem an schattigeren Standorten wachsende Pflanzen noch in Tagstellung stehen.

Zusammenfassung.

1. Blütenstiel und Stengel besitzen beide apikales Wachstum. Die Intensität des Wachstums wird durch Beleuchtung erhöht, durch Verdunkeln verringert. Das Wachstum des Blütenstiels wird durch gewisse operative Eingriffe in der Blüte gehemmt.

2. Stiel und Stengel zeigen in bezug auf geotropische und heliotropische Reaktionsfähigkeit ein diametral entgegengesetztes Verhalten. Der Stengel reagiert bedeutend kräftiger geotropisch wie der Blütenstiel, dieser hat aber ein viel schnelleres phototropisches Reaktionsvermögen als der Stengel. Die tropistischen Krümmungen werden bei Wachstumshemmung verzögert und verlaufen überhaupt in gewohnter Weise. Die Blüte perzipiert keinen Lichtreiz für die Stielkrümmung. Kronenblätter aphototropisch.

3. Stiel und Blüte führen gleichzeitige thermonastische Bewegungen aus; wenn der Stiel gerade gestreckt wird, öffnet sich die Blüte, bei Abwärtskrümmung des Stiels verschließt sich die Blüte.

4. Die thermonastischen Bewegungen erfolgen bei nicht zu langer Verdunkelung wie im Lichte, andauernde Verdunkelung macht doch die Pflanze starr, wobei Stiel und Blüte in Tagstellung verharren.

5. Die Nastie weist keine Abhängigkeit von einseitiger Beleuchtung oder Schwerkraftwirkung auf. Die Krümmungsebene des Stiels kann durch Phototropismus beliebig verändert werden.

6. Die Nastie beruht wahrscheinlich auf Wachstums-, nicht auf Turgorverhältnissen. Die Biegungsfestigkeit des Blütenstiels ist bei Tagstellung geringer als bei Nachtstellung, und seine nastischen Bewegungen werden durch alle Eingriffe aufgehoben, welche eine Hemmung des Wachstums bewirken.

7. Die nastischen Bewegungen des Stiels beruhen auf einer physiologischen (nicht anatomisch sichtbaren) Dorsiventralität, welche Tag und Nacht abwechselnd aufgehoben und wiederhergestellt wird. Diese Periodizität ist nicht autonom.

Hallands Väderö, Torekov (Schweden), 8. Juli 1915.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [57](#)

Autor(en)/Author(s): Lundegardh Henrik Gunnar

Artikel/Article: [Über Blütenbewegungen und Tropismen bei Anemone nemorosa. 80-94](#)